Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren.

1. Mitteilung.

Von

Wilhelm Leche.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Mit Tafel 9.

Schon in frühern Arbeiten [1]) habe ich die Auffassung zu begründen versucht, daß das Milchgebiß der Säugetiere eine phylogenetisch ältere Phase in der Entwicklung des Zahnsystems als das Ersatzgebiß repräsentiert. Hier möchte ich durch Mitteilung zweier, wie ich glaube, einwandfreier Belege nicht nur diese Auffassung befestigen, sondern außerdem den Nachweis liefern, daß selbst bei Tierformen, wo das Dauergebiß durch Anpassung an eine besonders spezialisierte Lebensweise im extremen Grade umgebildet worden ist, das Milchgebiß von dieser einseitigen Differenzierung nicht oder in viel geringerm Grade ergriffen sein kann und deshalb die historisch ältere, mehr undifferenzierte Zahnform hat bewahren können.

Der erste Fall betrifft eines unserer bekanntesten europäischen Raubtiere, den Dachs (*Meles taxus*) und seine nächsten Verwandten.

1) Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Zweiter Teil: Phylogenie (1902 und 1907).

welche sich von allen andern Raubtieren durch eigentümliche Ausbildung der Reißzähne und des obern Höckerzahnes auszeichnen. Bei *Meles taxus* ist am obern Reißzahn (P 4) das innere Cingulum stark verbreitert und vor und hinter dem Innenhöcker mit einer Spitze versehen; der obere Höckerzahn (M 1) übertrifft — entgegen dem Verhalten bei den eigentlichen Mardern (*Mustelini*) — sowohl an Länge als an Breite den vorhergehenden: der Außenrand ist stark verlängert, Innenhöcker und Cingulum haben eine gewaltige Vergrößerung erfahren, und neue Wurzeln sind entstanden (Fig. 1). Die starke Verlängerung des untern Reißzahnes (M 1) ist vorzugsweise durch Ausbildung des hintersten Abschnittes (des Talons), welcher mit neuentstandenen Spitzen versehen ist, hervorgerufen (Fig. 2).

Einen gänzlich abweichenden Charakter weist das Milchgebiß von *Meles* auf. Es erscheint deshalb überraschend, daß diese auffallende Verschiedenheit im Milch- und Ersatzgebiß bisher der Aufmerksamkeit entgangen ist.[1])

Was zunächst die Form der Milchzähne betrifft, so kann festgestellt werden,

1. daß das Milchgebiß innerhalb der ganzen Familie der Marder (*Mustelidae*) überhaupt einen einheitlichen Typus bewahrt hat, während das Ersatzgebiß derselben in sehr divergierender Weise umgebildet ist;

2. daß speziell bei *Meles* das Milchgebiß viel vollständiger mit demjenigen bei den übrigen, ursprünglichern Musteliden als mit dem Ersatzgebiß der eignen Art übereinstimmt. Von den mir zum Vergleiche vorliegenden Milchgebissen zeigt dasjenige von *Helictis*, einer Gattung, deren Ersatzgebiß nur wenig von dem des Marders (*Mustela*) abweicht, die nächste und zwar eine sehr nahe Übereinstimmung mit demjenigen von *Meles* (abgesehen von der Größe; siehe unten).

Im Oberkiefer ist Pd 3 (der Milchreißzahn) aus den 3 gewöhnlichen Außenzacken und 1 sehr schwachen, niedrigen Innenhöcker, Pd 4 (der Milchhöckerzahn) aus 2 Außenzacken und 1 starken Innenhöcker aufgebaut (Fig. 3, 4) — somit beide Zähne durchaus verschieden von den entsprechenden des Ersatzgebisses. Auch in der relativen Größe verhalten sich besagte Milchzähne wie die-

1) Nur Winge (Jordfundne og nulevende Carnivora fra Lagoa Santa, p. 103) hat in einer Tabelle über die Höckerzahl der Backenzähne bei den Raubtieren auch die Milchbackenzähne bei *Meles* berücksichtigt.

jenigen in beiden Dentitionen bei den ursprünglichern Familiengenossen: der Reißzahn ist größer als der Höckerzahn, während im Ersatzgebiß des *Meles* das Umgekehrte der Fall ist. Der untere Milchreißzahn (Pd 4) besteht aus ganz denselben Elementen wie derselbe bei den übrigen Musteliden; ihm fehlt die gewaltige, für den Ersatzzahn so charakteristische Differenzierung des Talons gänzlich (Fig. 5, 6).

Bei dem sehr nahe stehenden orientalischen Dachs *Arctonyx collaris* stimmt das Milchgebiß mit dem bei *Meles* im wesentlichen überein; nur ist der Innenhöcker des obern Pd 3 bis auf die Wurzel verschwunden und die Außenwand des obern Pd 4 ist besser ausgebildet.

Von dem Verhalten bei den mir in dieser Hinsicht bekannten übrigen Musteliden unterscheidet sich das Milchgebiß von *Meles* und *Arctonyx* durch seine außerordentliche Schwäche. Um einen ungefähren zahlenmäßigen Ausdruck für die Abschwächung bei *Meles* zu erhalten, habe ich die Zahnreihen des Milch- und Ersatzgebisses mit denjenigen von *Helictis orientalis* und *Galictis barbara* verglichen, wobei sich folgende Verhältnisse ergeben, wenn man die Länge der Ersatzzahnreihe = 100 setzt und diejenige der Milchzahnreihe in Prozenten derselben berechnet:

	Galictis	*Helictis*	*Meles*
Im Oberkiefer (Cd — Pd 4: C — M 1)	73	70	43
Im Unterkiefer (Cd — Pd 4: C — M 2)	62	62	44

Aus diesen Zahlen erhellt somit, daß das Milchgebiß des Dachses stark abgeschwächt ist.

Fragen wir nach der Ursache dieser Schwäche, welche auch die hier nicht berücksichtigten Milchschneidezähne aufweisen, so ist diese jedenfalls zum Teil auf die verhältnismäßig kurze Funktionsdauer der Milchzähne zurückzuführen. Nach dem mir vorliegenden und dem Alter nach bestimmbaren Material von Dachsschädeln zu urteilen, durchbrechen nämlich die Milchzähne das Zahnfleisch erst, nachdem das Tier 6 Wochen alt ist, und beim 10 Wochen alten und 30 cm langen Jungen sind die untern und einige der obern Milchschneidezähne bereits ausgefallen; und höchstwahrscheinlich ist der Zahnwechsel bereits ganz vollzogen, wenn der Dachs ein Alter von 4 Monaten erreicht hat. Bei der Katze und dem Hunde beginnen die Milchzähne früher durchzubrechen, und der Zahnwechsel ist nicht eher als im 6. (Katze) oder im 7. Monat (Hund) abgeschlossen, so

daß das Milchgebiß bei den letztgenannten Raubtieren eine erheblich längere Funktionsdauer als beim Dachs hat. Wie die eminent omnivore Diät, welche dem Dachs eigen ist, jedenfalls die eigentümliche Gestaltung seines bleibenden Gebisses hervorgerufen hat, ist es, nach einem von mir gemachten Fund zu urteilen, wahrscheinlich, daß er zur Zeit der Funktion des Milchgebisses von einer andern Nahrung — wie Insekten, welche er auch später verzehrt — lebt. Ausgiebigere Beobachtungen über diesen Punkt liegen meines Wissens noch nicht vor.

Ist der Dachs ein Beispiel eines Raubtieres mit hochgradig progressiv ausgebildetem Gebiß, so repräsentiert die afrikanische Zibethyäne, *Proteles cristatus*, gewissermaßen das entgegengesetzte Extrem: ein Raubtier, das sich von allen übrigen durch weitgehende Rückbildung der Backzahnreihe unterscheidet — ein Umstand, durch welchen *Proteles* seit alters die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich gezogen hat. Die Backenzähne sind nämlich schwache, teilweise das Zahnfleisch kaum überragende, meist einspitzige und einwurzlige, durch mehr oder weniger große Lücken getrennte Zähne; außerdem variiert individuell deren Anzahl durch Ausfall eines oder mehrerer Zähne nicht unbeträchtlich. Offenbar ist die für unser Tier eigentümliche Diät, die ausschließlich aus Termiten besteht, schuld an dieser Rückbildung der Backzahnreihen. Auch die, wie es scheint, gesicherte Beobachtung,[1]) daß *Proteles* Lämmer und Zicklein nicht des Fleisches, sondern der Milch wegen angreift, welche den Magen anfüllt, ist ja ebenfalls mit der Beschaffenheit des Gebisses vereinbar, da die Schneide- und Eckzähne, welche bei besagten Überfällen in Anwendung kommen, verhältnismäßig gut entwickelt sind.

Schon früher hat man ebenfalls erkannt, daß die Milchbackzähne sich dem normalen Raubtiertypus mehr nähern als das Dauergebiß.

Proteles ist infolge seines hyänenähnlichen Habitus oft zu den Hyänen gebracht, während andere ihn als eine aberrante Viverride und wiederum andere ihn als den Vertreter einer besonderen Familie aufgefaßt haben; eine Einigung über seine genetische Beziehungen ist bisher nicht erzielt worden. Da aber die Beantwortung

1) W. L. Sclater, The Mammals of South Africa, Vol. 1 (1900), p. 82.

dieser genealogischen Frage selbstverständlich ein Eingehen auf die Gesamtorganisation erfordert, werde ich dieselbe in einer ausführlichen Untersuchung behandeln. Hier beschränke ich mich auf die Deutung des Zahnsystems, für welches mir ein recht ausgiebiges Material an Schädeln in verschiedenen Entwicklungsstadien zu Gebote steht.

Bei völlig erwachsenen Individuen ist die größte Anzahl Backzähne — ich sehe hier ab von den vom Raubtiertypus allerdings ebenfalls abweichenden Schneide- und Eckzähnen — 4 im Ober- und 4 im Unterkiefer. Hierbei ist zu bemerken, daß bei 10 untersuchten Schädeln völlig erwachsener Individuen ich den Backzahn III im Unterkiefer nur bei einem Schädel einerseits, und zwar bei dem von Blainville[1]) abgebildeten Exemplare, angetroffen habe. Um Genaueres über den Verbleib dieses Zahnes zu erfahren, habe ich die Unterkieferhälfte eines jugendlichen Individuums in eine lückenlose Schnittserie zerlegt und dabei gefunden, daß, während gut ausgebildete Anlagen der übrigen Ersatzbackzähne vorhanden waren, eine solche für den III. gänzlich fehlte.[2]) Von den übrigen Ersatzbackzähnen sind, nach meinem Material zu urteilen, im Oberkiefer meistens alle 4 vorhanden, doch können I, III oder IV fehlen, wobei manchmal ihre Alveolen noch nachweisbar, manchmal verwachsen sind; der obere II. ist dagegen stets vorhanden. Auch im Unterkiefer persistiert II stets, meistens auch I, wogegen IV oft fehlt; bezüglich III sei auf die obigen Auseinandersetzungen verwiesen. Diese Hinfälligkeit der fraglichen Zähne erklärt die widersprechenden Angaben über die Anzahl bei verschiedenen Autoren.

Betreffs der Form der Backzähne des erwachsenen Tieres (Fig. 7—8) sei hier nur bemerkt, daß I und II im Ober- und I im Unterkiefer stets eine Spitze und eine (ausnahmsweise gefurchte) Wurzel haben. Der obere III. hat Andeutungen von vorderer und hinterer Basalspitze und 2 Wurzeln. Der obere IV. ist als rudimentär und gänzlich funktionslos zu bezeichnen, hat aber eine abweichende Kronenform: unregelmäßig dreieckig mit Spuren von 2

1) Ostéographie G. Canis, tab. 3.

2) Nachdem diese Zeilen bereits an die Redaktion eingeschickt waren, hatte ich im British Museum — dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Oldfield Thomas — Gelegenheit, weitere 10 völlig erwachsene Tiere zu untersuchen: bei 3 war der untere Backzahn III vorhanden; derselbe ist kleiner als II, hat eine schwache hintere Basalspitze und ist einwurzlig.

äußern und 1 innern Höcker; 2 freie oder verschmolzene Wurzeln. Der untere II. hat Andeutungen einer vordern, manchmal auch einer hintern Basalspitze und eine gefurchte oder ungefurchte Wurzel. Der untere IV. ist entweder einspitzig oder mit größerer vorderer und kleinerer hinterer Spitze versehen; einwurzlig.

Während somit die Backzähne des erwachsenen Tieres mit Ausnahme des rudimentären obern IV. ein recht gleichförmiges Gepräge aufweisen, bieten diejenigen des Milchgebisses ausgeprägtere Differenzierungen dar.

Von den 4 Backzähnen, welche wir im Oberkiefer (Fig. 9) des jugendlichen *Proteles* antreffen, ist der vorderste, da er zusammen mit den Milchzähnen funktioniert, aber nicht gewechselt wird, dem P 1 homolog; wir haben also hier dasselbe Verhalten wie bei andern Raubtieren mit vollständiger Prämolarenreihe. Der folgende Zahn ist ein Milchzahn (Pd 2), einspitzig wie der vorhergehende, aber mit 2 Wurzeln. Pd 3 — also der „Milchreißzahn" — weicht wesentlich von seinem Vorgänger im Ersatzgebiß ab: die Krone ist langgestreckt und niedrig ohne deutliche Basalspitzen, dagegen mit 2 stark divergierenden äußern und 1 innern Wurzel; der Zahn hat somit das für hochgradige Rückbildung charakteristische Gepräge: schwache Krone verbunden mit einer von physiologischem Gesichtspunkte unverhältnismäßig starken Ausbildung des Wurzelteils. Auch Pd 4 ist seinem Vorgänger unähnlich: langgestreckte Krone mit größerer vorderer und kleinerer hinterer Außenspitze und gut entwickeltem Innenhöcker sowie 2 stark divergierenden, fast horizontal liegenden Außenwurzeln und 1 Innenwurzel; der Zahn liegt in einer flachen, muldenförmigen Alveole. Hinter diesem Zahn findet sich bei allen jugendlichen Schädeln eine mehr oder weniger ausgeprägte Grube im Kieferknochen, welche offenbar die Anlage eines hintersten Zahnes, also eines Molars 1, beherbergt hat.[1])

Im Unterkiefer des jugendlichen Tieres stehen ebenfalls 4 Backzähne, von denen die 3 vordern Milchbackzähne, der hinterste ein Molar (M 1) ist. Der vorderste, welcher vom 1. bleibenden Backzahn ersetzt wird und, wie aus dem Verhalten der folgenden Zähne hervorgeht, dem Pd 2 homolog ist, hat 1 schwache hintere Basalspitze und zwei freie oder verschmolzene Wurzeln. Pd 3 hat eine

1) Bei einem jugendlichen Schädel (im British Museum) fand ich in dieser Alveole einen kleinen stiftförmigen Zahn (M 1) mit einer gefurchten Wurzel; der Zahn füllte die Alveole nicht aus.

viel längere Krone als der vorige mit deutlicher hinterer Basalspitze und 2 Wurzeln. Pd 4 weist, wenn auch in etwas verwischter Form, alle Bestandteile des entsprechenden Zahnes (des „Milchreißzahnes") bei den übrigen Raubtieren auf, nämlich vordere Außenspitze (Paraconid), Hauptspitze (Protoconid), Innenspitze (Metaconid) und Talon (Hyperconid) sowie 2 stark divergierende Wurzeln. Der letzte Zahn des Unterkiefers, welcher viel später als die vorhergehenden in Erscheinung tritt und oben als IV bezeichnet ist, wird nicht ersetzt und ist somit M 1.

Aus Obigem erhellt somit zunächst, daß die Backzahnformel bei *Proteles* folgendes Aussehen hat:

P	1	2	3	4		
Pd	0	2	3	4	M	1
Pd	0	2	3	4		1
P	0	2	3	4		

Diese Zahnformel fällt völlig mit derjenigen zusammen, welche bei der Gattung *Hyaena* vorkommt, wo ebenfalls der obere M 1 hinfällig sein kann. Selbstverständlich braucht dieser Umstand an und für sich keine unmittelbaren genetischen Beziehungen zwischen *Proteles* und *Hyaena* zu beweisen. Daß durch Ausfall eines oder mehrerer Ersatzbackzähne die ursprüngliche Zahl meistens alteriert wird, ist bereits oben hervorgehoben worden.

Ferner ergibt eine vergleichende Untersuchung des Milch- und Ersatzgebisses, daß, wenn auch beide einer Rückbildung unterlegen sind, diese im erstern keine solche Umbildungen wie im letztern hervorgerufen hat; daß vielmehr die Milchbackzähne, was sowohl Krone als Wurzel betrifft, den Typus derjenigen anderer Raubtiere besitzen. Gleichzeitig zeichnen sie sich meist durch Disharmonie zwischen Kronen- und Wurzelbau aus, ein Verhalten, welches, wie ich schon früher[1]) nachgewiesen habe, ein untrügliches Kriterium der Rückbildung ist.

Die weitere Verwertung der hier erwähnten Fälle durch Ausdehnung der Untersuchung auch auf andere Gebiete — andere Organsysteme und andere Tierformen — hoffe ich in Bälde in Angriff nehmen zu können.

Stockholm, d. 1. Mai 1909.

1) Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren, in: Morphol. Jahrb., Vol. 19 (1893), p. 545.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 9.

Meles taxus.

Fig. 1. Das Dauergebiß des Oberkiefers, von der Kaufläche. 1 : 1.

Fig. 2. Das Dauergebiß des Unterkiefers, von der Kaufläche. 1 : 1.

Fig. 3. Das gesamte Milchgebiß des Oberkiefers, von der Kaufläche. 2 : 1.

Fig. 4. Das gesamte Milchgebiß des Oberkiefers, von der Außenseite. 2 : 1.

Fig. 5. Das gesamte Milchgebiß des Unterkiefers, von der Kaufläche. 2 : 1.

Fig. 6. Das gesamte Milchgebiß des Unterkiefers, von der Außenseite. 2 : 1.

Proteles cristatus.

Fig. 7. Das Dauergebiß des Oberkiefers, von der Kaufläche. 1 : 1.

Fig. 8. Das Dauergebiß des Unterkiefers, von der Kaufläche. 1 : 1.

Fig. 9. Das Gesamtgebiß des jugendlichen Tieres im Oberkiefer, von der Kaufläche. Etwas mehr als 1 : 1.

Fig. 10. Das Gesamtgebiß des jugendlichen Tieres im Unterkiefer, von der Kaufläche. Etwas mehr als 1 : 1.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.